

## Résumé

On étudie sur cinq clones : AF 261, AVROS 2037, PB 217, GT 1 et PB 235 l'évolution de la croissance, de la production et de l'état physiologique des laticifères (teneurs en sucres et en phosphore minéral), sous l'effet d'un nombre de stimulations allant jusqu'à 78 par an. L'expérience met en évidence la compétition, dans la répartition des assimilats, entre croissance et production et révèle, pour chaque clone, les limites d'efficacité de la stimulation. Au-delà de ces limites clonales, de graves dysfonctionnements apparaissent. Pour être efficace, la stimulation ne doit s'utiliser qu'avec une parfaite connaissance de la typologie du clone et de l'état physiologique du tissu laticifère des arbres exploités.

## Abstract

Variations in the growth, yields and physiological condition (sugar and mineral phosphorus contents) of the laticifers were studied on five clones: AF 261, AVROS 2037, PB 217, GT 1 and PB 235, under the effect of up to 78 stimulations per year. The trial indicated competition for assimilate distribution between growth and production and revealed the limits of stimulation effectiveness for each clone. Beyond these clonal limits, serious malfunctioning occurred. In order to be effective, stimulation must only be used if the clone typology and physiological condition of the latex-bearing tissue in the tapped trees are precisely known.

## Resumen

Se estudian cinco clones: AF 261, AVROS 2037, PB 217, GT 1 y PB 235 la evolución del crecimiento, de la producción y del estado fisiológico de los laticíferos (contenidos de azúcares y de fósforo mineral) bajo los efectos de un número de estimulaciones yendo hasta 78 por año. La experiencia pone de relieve la competición, en el reparto de los asimilados, entre crecimiento y producción y demuestra, para cada clon, los límites de eficacia de la estimulación. Más allá de estos límites clonales, aparecen disfuncionamientos de gravedad. Para resultar eficaz, la estimulación no debe utilizarse más que con un perfecto conocimiento de la tipología del clon y del estado fisiológico del tejido laticífero de las palmas explotadas.

# Clone, croissance et stimulation, facteurs de la production de latex(\*)

Gohet E.<sup>1</sup>, Prévôt J.C.<sup>2</sup>, Eschbach J.M.<sup>2</sup>, Clément A.<sup>2</sup>, Jacob J.L.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> CIRAD-CP/IDEFOR-DPL, BP 1536, Abidjan 01, Côte d'Ivoire

<sup>2</sup> CIRAD-CP, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

L'exploitation de l'hévéa consiste à sectionner (saigner) l'écorce du tronc, où les cellules laticifères, organisées en systèmes paracirculaires, sont localisées (d'Auzac *et al.*, 1989). Après un certain temps, l'écoulement du latex s'arrête car ce dernier, en coagulant, obture la blessure (Southorn, 1969). *In situ*, la régénération du matériel cellulaire s'opère de manière à compenser la perte occasionnée par la saignée. La production du latex dépend donc de la qualité (facilité et durée) de l'écoulement et de la capacité des laticifères à régénérer leur contenu entre deux saignées, et notamment le caoutchouc, composant majeur de ce système biologique.

La saignée, qui va conduire à l'élaboration du caoutchouc, matière première dont la synthèse demande énormément d'énergie (Templeton, 1969) entre en compétition directe avec la croissance de l'arbre (figure 1). La partition des assimilats hydrocarbonés, entre la biomasse ligneuse et le latex, a donc une grande importance dans la physiologie de la production de l'*Hevea brasiliensis* (Sethuraj, 1981 ; Wycherley, 1976).

La potentialité de l'arbre à produire du caoutchouc peut, en effet, dépendre de cette caractéristique. Certains clones, à partir de leur mise en exploitation, favorisent la régénération du latex au détriment de la croissance. D'autres, au contraire, privilégient la croissance au lieu de la biosynthèse intralaticifère. En conséquence, la connaissance des rela-

tions entre la synthèse du latex, la croissance, et les réserves hydrocarbonées est essentielle pour mieux comprendre les mécanismes de la production du caoutchouc.

Toutefois, les paramètres intervenant sur cette production sont très nombreux : conditions écoclimatiques et saisonnières, âge du matériel végétal, etc., il est donc nécessaire de s'en affranchir autant que faire se peut. A cet effet, l'expérimentation s'applique à des hévéas plantés dans une région homogène : la plantation d'Anguédédou en Côte d'Ivoire et

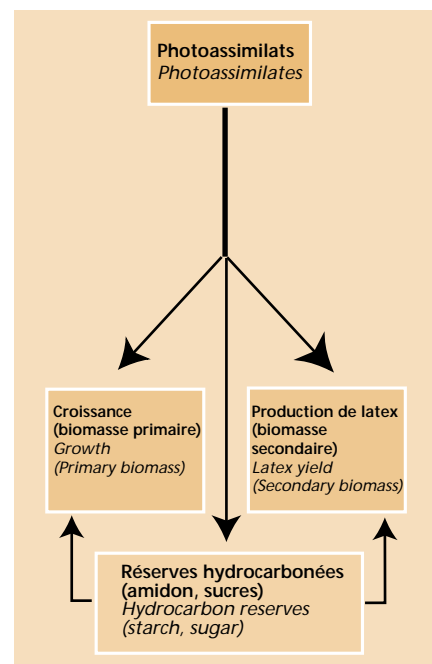


Figure 1. Répartition des photoassimilats dans le fonctionnement général de l'hévéa. Photoassimilate distribution in the general function of *Hevea brasiliensis*.

(\*) La teneur de cet article a fait l'objet d'un exposé présenté au symposium de l'IRRDB : «Physiological and molecular aspects of the breeding of *Hevea brasiliensis*», de Penang (Malaisie) du 6 au 7 novembre 1995.

donc bénéficiant d'un même climat et d'une même nature de sol (sables tertiaires).

Afin d'obtenir des quantités de latex différentes et ainsi de moduler l'importance des effets d'appels (*sink effects*) au niveau des tissus laticifères impliqués, il est possible de faire varier soit la fréquence de la saignée, soit celle du traitement du panneau de saignée par un générateur d'éthylène qui stimule la production de latex (d'Auzac et Ribailier, 1969 ; Abraham *et al.*, 1968).

Cette dernière solution a été choisie. Elle consiste à faire varier le nombre des stimulations en cours d'année (de 0 à 78) en maintenant une intensité de saignée<sup>(1)</sup> constante, ce qui permet d'avoir, dans le temps, une consommation d'écorce<sup>(2)</sup> identique pour tous les arbres. La composition du mélange stimulant reste toujours la même.

Les clones choisis pour cette expérience sont largement répandus, et des études (Jacob *et al.*, 1988) ont montré que l'activité biologique de leur système laticifère était bien différente. Ainsi :

- le clone PB 235 possède des laticifères régénérant très rapidement leur contenu après la saignée ; son fonctionnement est relativement peu accéléré par l'éthylène ;
- l'AF 261 a des laticifères à métabolisme plus lent, resynthétisant moins rapidement leur latex ; en revanche, la stimulation éthylénique les active beaucoup plus efficacement. La typologie de fonctionnement des autres clones se situe entre ces deux « pôles » (Jacob *et al.*, 1988).

La recherche réalisée a pour but d'étudier, à partir de ce matériel végétal très diversifié, l'évolution des paramètres suivants : croissance, production, état physiologique des laticifères défini par leurs teneurs en sucres et en phosphore minéral (Jacob *et al.*, 1988).

A partir des clones, dont les caractéristiques de producteurs sont significativement différentes, l'analyse de ces données éclaire les relations entre :

- la croissance et l'état physiologique correspondant du tissu laticigène ;
- l'exportation de latex, autrement dit la production de l'hévéa.

## Matériels et techniques

L'étude a duré pendant sept années d'exploitation et a porté sur cinq clones : GT 1, PB 235, AVROS 2037, PB 217, AF 261. Sur chaque parcelle clonale, des groupes randomisés de 33 arbres représentent un motif expérimental. Chaque clone comporte les motifs suivants : un essai témoin qui n'a pas été mis en exploitation, un essai exploité mais non stimulé, des essais stimulés respectivement 2, 4, 8, 13, 26, 39, 78 fois par an, à l'exception du clone PB 235 dont le nombre total de stimulations est *a priori* plus faible (1, 2, 4, 8, 13, 26) eu égard à sa sensibilité à l'encoche sèche. Le système de saignée est identique dans tous les cas : 1/2S▲ d/4, 6d/7. La quantité d'Ethrel appliquée à chaque stimulation est la même pour chaque arbre et correspond à environ 1 g de pâte contenant 2,5 % de matière active. Les paramètres étudiés sont : la production (exprimée en g de caoutchouc sec par arbre et par saignée), la circonférence à 1,70 m du sol (l'accroissement de taille annuel en est directement déduit), les teneurs en sucres (Sac) et en phosphore minéral (Pi). Si la production est observée tout au long de l'année, les autres paramètres sont mesurés une fois par an, entre septembre et novembre. Les critères biologiques du latex : extrait sec (ES), teneurs en Sac et Pi sont analysés selon les méthodes mises au point pour le diagnostic latex (Eschbach *et al.*, 1984).

## Résultats

### Relation entre croissance et production de latex

La figure 2 permet de visualiser les relations qui existent entre la croissance des hévéas et la quantité de latex qu'ils ont fournie. Il devient possible d'estimer, selon les clones, la dynamique de répartition entre l'élaboration de la biomasse primaire ligneuse et celle de la biomasse secondaire correspondant essentiellement au caoutchouc produit. Plusieurs remarques très importantes doivent être soulignées :

- la mise en saignée et, par conséquent, la mise en place de la production de biomasse secondaire conduit, dans tous les cas, logiquement, à une diminution de la croissance qui reflète un ralentissement de la synthèse de la biomasse primaire ;

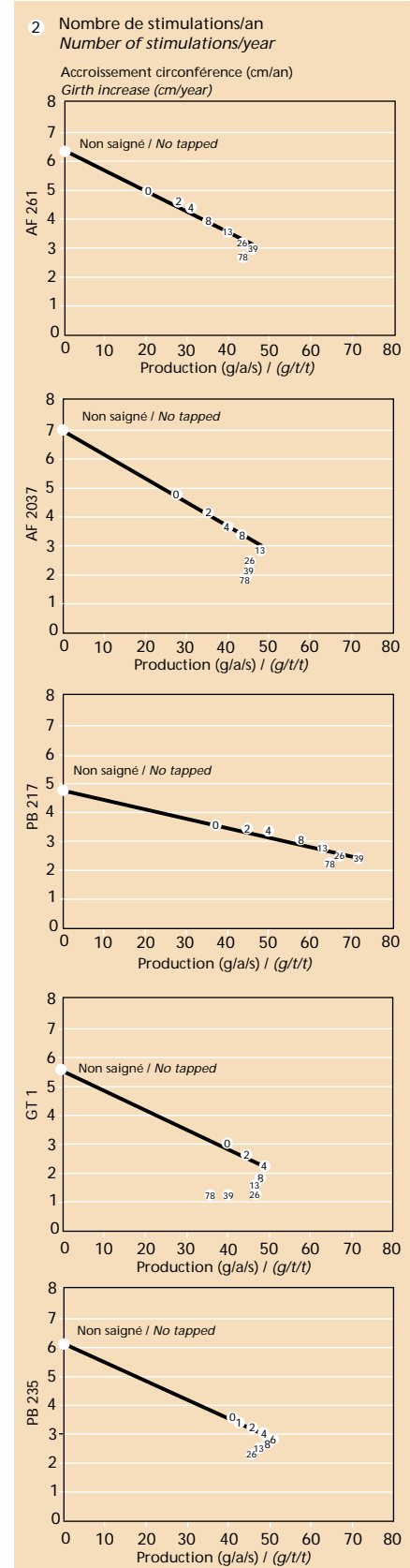


Figure 2. Influence de l'intensité d'exploitation (nombre de stimulations/an) sur la production et la croissance. / Effect of exploitation intensity (no. of stimulations per year) on yield and growth.

(1) Intensité de saignée constante choisie : demi-spirale descendante saignée 3 fois tous les 15 jours.

(2) Consommation d'écorce : 1,5 mm/saignée.

Tableau. Paramètres concernant la croissance et la production chez les 5 clones étudiés. / *Parameters linked to girth increment (growth) and yield for the 5 clones studied.*

Clones	AF 261	AVROS 2037	PB 217	GT 1	PB 235
Croissance des arbres non exploités (mm/an) <i>Growth of untapped trees (mm/year)</i>	62	70	47	54	62
Diminution de croissance des arbres exploités non stimulés (%) <i>Decrease in growth for tapped but unstimulated trees (%)</i>	- 19	- 32	- 15	- 44	- 44
Production des clones non stimulés (g/a/s) <i>Yield of unstimulated trees (g/t/t)</i>	20	28	37	40	44
Production maximale des clones stimulés (g/a/s) <i>Maximum yield of stimulated trees (g/t/t)</i>	46	48	72	50	53
Augmentation maximale de production obtenue par stimulation (g/a/s) <i>Maximum yield increment induced by stimulation (g/t/t)</i>	26	20	35	10	9
Augmentation maximale de production obtenue par stimulation (%) <i>Maximum yield increment induced by stimulation (%)</i>	130	71	95	25	20
Rapport entre la diminution de croissance (mm/an) entre témoins et essais au maximum de production et la production maximale en g/a/s <i>Ratio between the decrease in growth (mm/year) between control and trial trees at maximum yield and maximum yields in g/t/t</i>	0,69	0,88	0,26	0,64	0,62

- dans tous les cas, la relation entre diminution de croissance et augmentation de production s'exprime initialement par une régression linéaire qui traduit clairement la compétition directe entre les fonctions biosynthétiques ligneuses, d'une part et laticigènes, d'autre part ;
- cette régression linéaire est limitée. Au-delà d'un certain nombre de stimulations, très variable selon les clones, non seulement la croissance tend toujours à diminuer, mais l'évolution de la production s'inverse et décroît elle aussi. Autrement dit, la synthèse laticigène ne fonctionne plus correctement, sans que l'élaboration de la biomasse primaire en bénéficie. Ce dysfonctionnement, grave à tous égards, peut avoir pour cause, du fait de la forte stimulation caractérisant ces essais, soit une fatigue physiologique des tissus laticigènes trop sollicités, soit un effet phytotoxique de l'Ethrel utilisé trop fréquemment dans ces cas là.

Le tableau montre, chez les différents clones, les valeurs de quelques paramètres caractérisant la croissance et la production des arbres au cours de cette expérience.

En ce qui concerne les essais non stimulés, les clones les plus producteurs sont PB 235 et GT 1, les plus faibles AVROS 2037 et surtout AF 261. Dans ce cas, ce sont les premiers (PB 235, GT 1) qui ont leur croissance la plus pénalisée par la mise en exploitation, et *vice versa*. Ce résultat semble logique, toutefois, le cas du PB 217 se démarque très nettement ; en effet, la croissance de ce clone

réagit beaucoup moins négativement à la compétition du « puits » laticigène.

Les clones hauts producteurs naturels (c'est-à-dire sans stimulation) sont aussi ceux dont la capacité à répondre aux traitements éthyléniques est la plus faible. Ainsi, PB 235 ou GT 1 ne donnent une surproduction maximale que de 9 g/a/s (20 %) et 10 g/a/s (25 %). Les clones moins bons producteurs naturels répondent, en revanche, beaucoup mieux, AVROS 2037 voit sa production augmenter de 20 g/a/s (71 %) et AF 261 de 26 g/a/s (130 %).

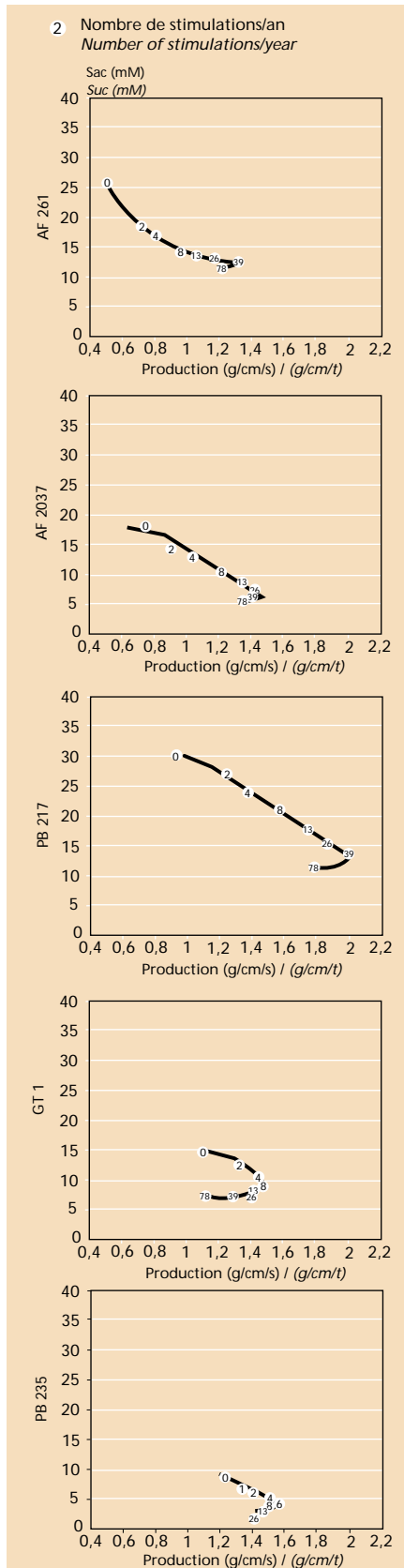
Le nombre maximum de stimulations induisant une augmentation de production que peuvent supporter les hévéas est aussi très dépendant des clones. Les hauts producteurs naturels sont plus sensibles à la surstimulation que les moins bons. PB 235 et GT 1 ont leur fonction laticigène perturbée après 6 et 4 stimulations. AVROS 2037 résiste à 13 stimulations et AF 261 à 39 stimulations.

Cependant, là encore, la situation du PB 217 est particulière. Non seulement ce clone est relativement bon producteur, mais il est très résistant à la surstimulation (39 traitements éthyléniques) et sa réponse maximale en valeur absolue est, de loin, la plus forte puisqu'elle atteint 35 g/a/s (soit 95 % de surproduction).

La diminution de croissance observée entre les arbres non exploités et ceux stimulés qui produisent le plus de latex, rapportée à la production maximale de ces arbres, donne une idée de l'influence que peut avoir le « puits » laticigène sur la production de la biomasse primaire (tableau). Ce ratio reflète le coefficient de répartition des assimilats entre l'éla-

boration de la biomasse primaire et secondaire et se rapporte schématiquement à l'indice de récolte défini par Sethuraj (1981). Chez le clone AVROS 2037, dont la croissance est la plus rapide, la valeur de ce rapport est la plus élevée (0,88). Il semble logique de penser que la production de sa biomasse primaire, favorisée par rapport à celle des autres clones, soit plus fortement pénalisée par la mise en place du « puits » latex. Toutefois, là encore, PB 217 se distingue dans la mesure où il présente le rapport le plus petit (0,26). Ce phénomène semble caractériser une répartition des assimilats beaucoup plus équilibrée entre les fonctions croissance et production de latex. En effet, la croissance relativement faible du clone doit, contrairement à celle d'AVROS 2037, être logiquement moins sensible à la compétition laticigène. En outre, il est possible de supposer que les réserves hydrocarbonées disponibles et mobilisables au sein de ces hévéas constituent un *pool* plus important, plus accessible, et dont la répartition entre les voies de synthèse de la biomasse primaire et secondaire peut être mieux répartie.

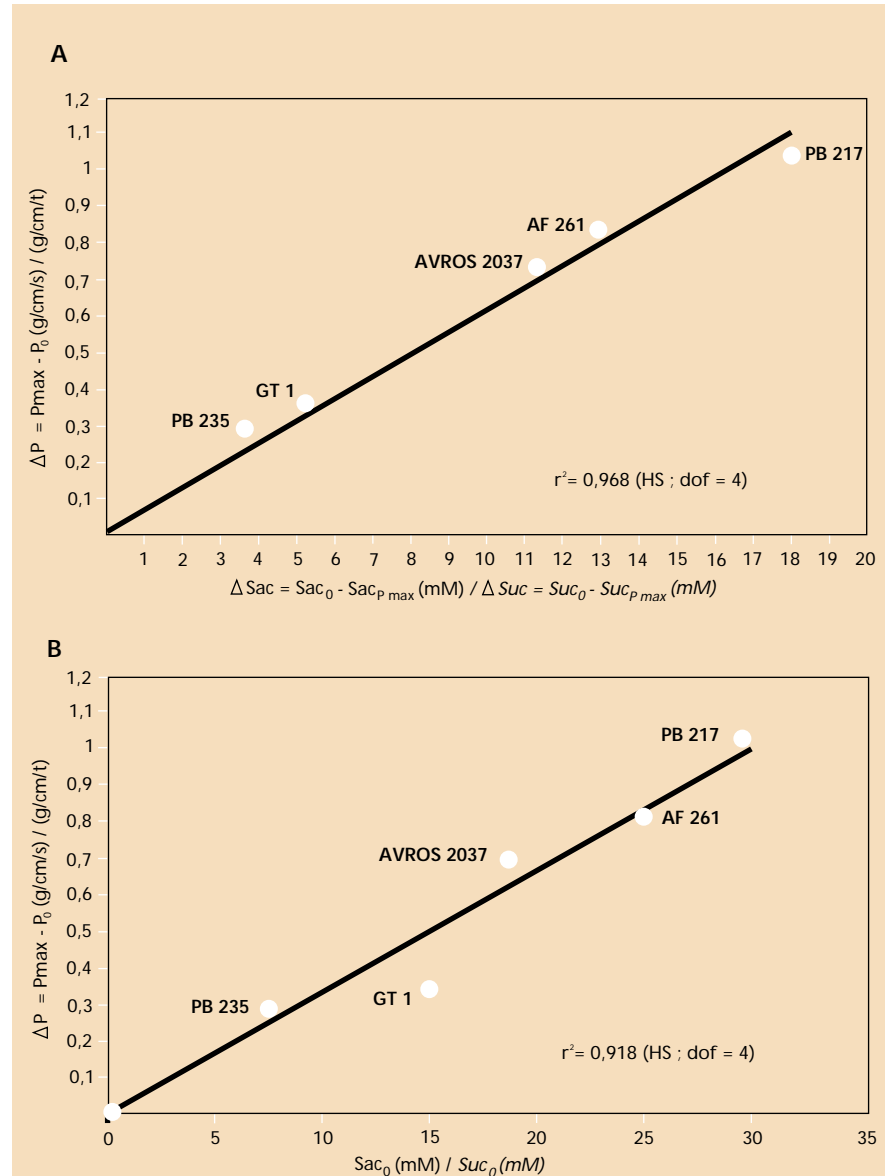
**Fonctionnement des laticifères et intensité de la production de latex**  
Parmi les paramètres biochimiques qui interviennent dans les mécanismes de régénération intralaticifère entre deux saignées, et par conséquent dans la production du caoutchouc, les teneurs en saccharose et en phosphore minéral (Pi) du latex jouent des rôles majeurs (Jacob *et al.*, 1988). Le saccharose est la molé-



**Figure 3.** Influence de l'intensité d'exploitation (nombre de stimulations/an) sur la teneur en sucres et la production. / Effect of exploitation intensity (no. of stimulations per year) on latex sucrose content and production.

cule essentielle des assimilats hydrocarbonés produits par la photosynthèse ; elle permet le fonctionnement du métabolisme cellulaire au plan énergétique et est à l'origine de l'élaboration du squelette moléculaire du *cis*-polyisoprène. De sa disponibilité au sein des laticifères

dépend l'activité de la fonction laticifère. Le Pi, qui est étroitement associé au métabolisme énergétique et à la synthèse du caoutchouc, reflète l'intensité de la régénération au sein du tissu laticigène. Il était donc intéressant d'étudier l'évolu-



**Figure 4.** Relation entre l'augmentation de production et la teneur en saccharose du latex des clones.

**A.** L'existence d'une droite de régression linéaire passant par l'origine permet d'exprimer le potentiel de production ( $P_{max}$ ) en terme d'une combinaison linéaire de  $P_0$  et de  $\Delta Sac$ ,  $P_{max} = P_0 + a \Delta Sac$ .

**B.** L'existence d'une droite de régression linéaire passant par l'origine permet d'exprimer le potentiel de production ( $P_{max}$ ) en terme d'une combinaison de  $P_0$  et  $Sac_0$ ,  $P_{max} = P_0 + b Sac_0$ .

Le potentiel de production d'un clone donné semble être déterminé par :

- son activité métabolique innée, qui contrôle la valeur de  $P_0$  ;
- l'efficacité du chargement en sucres des cellules (puits laticigène), qui contrôle la teneur en  $Sac_0$ .

Relation between production increase and latex sucrose content for the different clones.

**A.** The existence of a linear regression passing through the origin means that the potential yield ( $P_{max}$ ) can be expressed as a linear combination of  $P_0$  and  $\Delta Sac$ ,  $P_{max} = P_0 + a \Delta Sac$ .

**B.** The existence of a linear relation passing through the origin means that the potential yield ( $P_{max}$ ) can be expressed as a linear combination of  $P_0$  and  $Suc_0$ ,  $P_{max} = P_0 + b Suc_0$ .

The potential yield of a given clone appears to be determined by:

- its intrinsic metabolic activity, which governs  $P_0$  level,
- the efficiency of sugar loading in the laticiferous cells (laticiferous sink) which governs  $Suc_0$  level.



tion de ces paramètres en fonction de la production.

### Teneur en sucres du latex et production

La relation teneur en sucres du latex/production a été analysée chez les clones étudiés et leurs motifs stimulés différemment. Dans tous les cas, l'augmentation de la production induit logiquement une diminution de la teneur en saccharose, ce qui s'explique par une synthèse isoprénique accrue (figure 3).

Il y a une très forte analogie entre les courbes de la relation croissance/production de latex (figure 1) et les courbes de la relation sucres/production. Même si, dans ce cas, la fonction n'est pas aussi linéaire, elle est décroissante et présente, au-delà d'une certaine intensité de stimulation, une diminution concomitante des deux paramètres. Ce phénomène confirme bien le dysfonctionnement des laticifères, dans la mesure où la diminution de production, qui pourrait alléger la consommation en saccharose, ne se traduit pas de cette manière puisque la teneur en sucres continue de diminuer. Les raisons évoquées précédemment : fatigue physiologique et peut-être phytotoxicité de l'Ethrel, au-delà d'une certaine limite, restent valables pour expliquer ce phénomène qui exprime probablement une situation sénescence du tissu laticigène (Tupy et Primot, 1976).

La teneur en sucres du latex des arbres non stimulés est très différente selon les clones. Plus faible chez les hauts producteurs naturels : PB 235 et GT 1 (respectivement 8 et 15 mM), elle est beaucoup plus élevée chez les autres : AVROS 2037, AF 261 et surtout PB 217 (respectivement 18, 25 et 30 mM), ce qui constitue un autre élément confirmant la liaison sucres/production de latex.

La figure 4 apporte une information complémentaire sur la liaison sucres disponibles et production de latex. En effet, la relation chez les cinq clones entre, d'une part la différence de production existant entre les arbres non stimulés et les arbres stimulés qui présentent une production maximale et, d'autre part la différence de la teneur en sucres du latex de ces mêmes groupes d'arbres, se traduit par une fonction linéaire hautement significative (figure 4A).

Autrement dit, il existe un rapport étroit entre le saccharose disponible au sein des laticifères et la potentialité des

arbres à produire. Plus un hévéa a de saccharose dans son latex, plus sa potentialité de production est importante.

Il est d'ailleurs logique, dans ce cadre, que les hauts producteurs naturels (PB 235) aient moins de sucres que les producteurs plus modestes qui, donnant moins de caoutchouc, utilisent aussi moins de saccharose (Lacrotte, 1991).

Il est intéressant de noter, en outre, que la relation analogue qui fait intervenir plus simplement la teneur en sucres du latex des arbres non stimulés par rapport à la surproduction obtenue par stimulation conduit à une même fonction linéaire ; celle-ci, si elle est moins parfaite que la précédente, reste toutefois hautement significative (figure 4B).

### Teneur en Pi du latex et production de l'hévéa

La figure 5 rapporte la relation existant entre la production moyenne des arbres non stimulés de chaque clone, exprimée en g/cm d'encoche/saignée et la teneur moyenne correspondante en Pi de leur latex. La fonction obtenue est croissante, et bien que de nature complexe, indique clairement une liaison forte entre la teneur en Pi et la production de chaque clone. En outre, la stimulation qui accroît la production augmente également le Pi. Pour les traitements stimulés entraînant un maximum de production, on observe pour AF 261 : une teneur de 13,6 mM, pour AVROS 2037 : 15,3 mM, pour PB 217 : 15,8 mM, pour GT 1 : 16 mM et pour PB 235 : 17,1 mM. Cette augmentation est de 7,8 mM pour AF 261, de

8,6 mM pour AVROS 2037, de 7,6 mM pour PB 217, de 5,1 mM pour GT 1 et de 3,4 mM pour PB 235.

Ces résultats confirment le rapport existant entre la teneur en Pi et l'activité métabolique du système laticifère, directement liée au mécanisme de régénération du matériel laticifère et de la production de l'hévéa (Jacob *et al.*, 1988).

Ils confirment, également, que chaque clone est caractérisé par une activité laticifère qui lui est propre et ils étayent la notion de typologie clonale liée à ce critère (Jacob *et al.*, 1985).

Les clones à métabolisme rapide sont de hauts producteurs naturels (GT 1, PB 235) et ont beaucoup de Pi. Les clones à métabolisme lent produisent naturellement moins et, corrélativement, ont de faibles teneurs en Pi.

Cette activité laticigène peut cependant être modifiée par le traitement à l'Ethrel, qui a pour conséquence d'activer les mécanismes de régénération cellulaire et, notamment, le métabolisme énergétique (Amalou *et al.*, 1992). Toutefois, dans des conditions de stimulation comparables, l'efficacité de la stimulation dépend, comme il a été dit précédemment, du clone. A ce titre, et dans le cadre de cette expérience, PB 217, riche en réserve hydrocarbonée, est particulièrement apte à répondre à la stimulation, alors que PB 235, dont le latex contient bien moins de saccharose, l'est beaucoup moins.

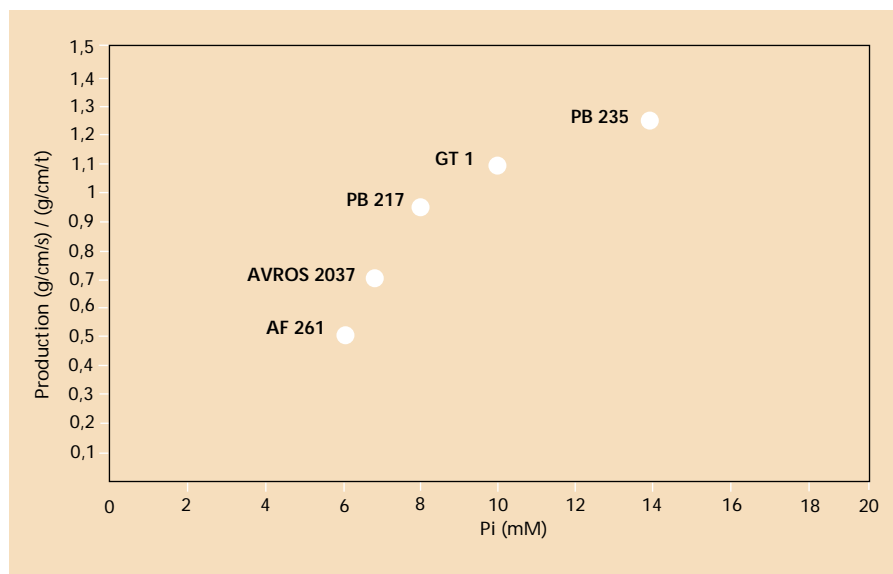


Figure 5. La production de latex de chaque clone en fonction du Pi. / Latex production taking into account the Pi content.

## Conclusions

La croissance et la production de latex sont en étroite compétition. Celle-ci diffère selon les clones et les caractéristiques de leur système laticifère. La répartition des photoassimilats est beaucoup mieux équilibrée chez PB 217 que chez les autres clones et surtout chez AVROS 2037, dont la croissance est la plus forte.

Le saccharose est la molécule essentielle de la régénération du latex, donc de la production. Sa concentration au sein du latex est corrélée à la capacité de l'arbre à produire. Une forte production entraîne une baisse significative de sucre. Il s'avère que le potentiel de production d'un hévéa est lié à la disponibilité du sucre *in situ*. Des hévéas possédant des latex riches en sucres pourront être fortement sollicités ; au contraire, des hévéas à latex pauvres en sucres répondront mal à la stimulation de la production. Les teneurs en saccharose dépendent non seulement de l'intensité de l'exploitation mais aussi de la typologie du tissu laticigène de chaque clone.

En effet, les clones étudiés présentent des activités métaboliques différentes caractérisant leurs laticifères. Sans stimulation, PB 235 et GT 1 sont de hauts producteurs. La teneur élevée en Pi de leur latex confirme une activité laticigène élevée. Au contraire, la basse teneur en Pi du latex d'AF 261, non stimulé, reflète la modeste activité laticigène de ce clone.

La stimulation à l'Ethrel active parfois considérablement la fonction laticigène des hévéas. Elle est d'autant plus efficace que le métabolisme de base des laticifères traités est lent, que le saccharose disponible *in situ* est en quantité importante, et que l'organisation biochimique contrôlant la régénération du latex de ces laticifères est apte à réagir à l'accélération par le traitement hormonal. A cet égard, le cas du PB 217 est exemplaire, lorsqu'il est comparé à celui des autres clones.

Toutefois, la stimulation éthylénique a des limites, bien montrées au cours de ce travail. Au-delà d'un certain nombre de traitements, elle n'induit plus d'augmentation de production mais, au contraire, tend à diminuer celle-ci.

Cette limite dépend beaucoup des clones et de leur typologie laticifère (ne dépassant pas 4 à 6 stimulations chez

GT 1 et PB 235, 13 chez AVROS 2037, elle atteint 39 chez PB 217 et AF 261). Les hauts producteurs naturels sont logiquement moins réactifs à la stimulation, puisque leur système laticifère est déjà très actif, mais ils sont aussi plus sensibles à la surstimulation (c'est le cas du PB 235 et du GT 1).

Le dépassement de cette limite provoque probablement des mécanismes de dysfonctionnement complexes, faisant intervenir des mécanismes de sénescence. Il n'est pas impossible que les dégâts cellulaires qui s'ensuivent aient, à court ou moyen terme, des conséquences très néfastes sur la fonction laticigène des hévéas surstimulés.

De plus en plus, la stimulation va s'avérer une technique incontournable

pour augmenter la productivité hévéicole. A ce titre, il est essentiel, pour adapter et optimiser cette méthode, de connaître la typologie laticifère des clones ainsi que l'état physiologique du tissu laticigène des arbres exploités. Pour cela, les paramètres tels que la teneur en sucres et la teneur en Pi des latex sont des critères très efficaces et surtout faciles à mesurer ; associés à la teneur en R-SH<sup>(3)</sup> (critère non évoqué dans ce travail) qui reflète la capacité du système laticifère à lutter contre les mécanismes de sénescence évoqués précédemment (Chrestin, 1985), ils permettent d'élaborer un diagnostic très utile de l'exploitation de l'hévéa, et de la politique d'amélioration de ce matériel végétal. ■

## Bibliographie / References

- ABRAHAM P.D., WYCHERLEY P.R., PAKIANATAN S.W., 1968. Stimulation of latex flow in *Hevea brasiliensis* by 4-amino-3,6 trichloropicolinic acid and 2 chloroethane phosphonic acid. J. Rubber Res. Inst. Malays. 20 : 291-305.
- AMALOU Z., BANGRATZ J., CHRESTIN H., 1992. Ethrel (ethylene releaser) induced increased in the adenylate pool and transtionoplast  $\Delta$ pH within Hevea latex cells. Plant Physiol. 98 : 1270-1276.
- D'AUZAC J., JACOB J.L., CHRESTIN H., 1989. Physiology of rubber tree latex. Boca Raton, Etats-Unis, CRC Press, 470 p.
- D'AUZAC J., RIBAILLIER D., 1969. L'éthylène, un nouveau stimulant de la production de latex chez l'*Hevea brasiliensis*. C.R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 268 : 3046-3049.
- CHRESTIN H., 1985. La stimulation à l'Ethrel de l'Hevea : jusqu'où ne pas aller trop loin. Rev. Gén. Caout. Plast. 62 (647-648) : 75-78.
- ESCHBACH J.M., ROUSSEL D., VAN DE SYPE H., JACOB J.L., D'AUZAC J., 1984. Relationship between yield and clonal physiological characteristics of latex from *Hevea brasiliensis*. Physiol. Vég. 22 : 295-304.
- JACOB J.L., ESCHBACH J.M., PRÉVOT J.C., ROUSSEL D., LACROTTE R., CHRESTIN H., D'AUZAC J., 1985. Physiological basis for latex diagnosis of functioning of the laticiferous system in rubber trees. In : Proceedings International Rubber Conference, Kuala Lumpur, 1985, vol. 5, Rajarao J.C. et Amin L.L. éd., Kuala Lumpur, Malaysia, Rubber Research Institute of Malaya, p. 43-65.
- JACOB J.L., PRÉVOT J.C., VIDAL A., 1988. Physiological parameters of latex from *Hevea brasiliensis*: their uses in the study of laticiferous system: Typology of functioning of production mechanisms: Effect of stimulation. In : Proceedings of the IRRDB rubber physiology and exploitation meeting, Hainan, Chine, 9-12 déc. 1986. Pan Yanqing et Zhao Canwen éd., Hainan, Chine, South China Academy of Tropical Crops, p. 136-157.
- JACOB J.L., SERRES E., PRÉVOT J.C., LACROTTE R., VIDAL A., ESCHBACH J.M., D'AUZAC J., 1988. Mise au point du diagnostic latex chez l'hévéa. Agritrop 12 (2) : 97-118.
- LACROTTE R., 1991. Etude des relations entre la teneur en sucres du latex et la production : approche des mécanismes du chargement en saccharose des laticifères d'*Hevea brasiliensis* Muell. Arg. Thèse de doctorat, université de Montpellier II, France, 266 p.
- SETHURAJ M.R., 1981. Yield components in *Hevea brasiliensis*. Plant Cell Environ. 4 : 81-83.
- SOUTHORN W.A., 1969. Physiology of Hevea latex flow. J. Rubber Res. Inst. Malays. 24 : 494-512.
- TEMPLETON J.K., 1969. Partition of assimilates. J. Rubber Res. Inst. Malays. 21 : 259-273.
- TUPY J., PRIMOT L., 1976. Control of carbohydrate metabolism by ethylene in latex vessels in *Hevea brasiliensis* in relation to rubber production. Biol. Plant. 18 : 373-384.
- WYCHERLEY P.R., 1976. Tapping and partition. J. Rubber Res. Inst. Malays. 24 : 169-194.

(3) Teneurs en thiols.

# Clone, growth and stimulation: latex production factors(\*)

Gohet E.<sup>1</sup>, Prévôt J.C.<sup>2</sup>, Eschbach J.M.<sup>2</sup>, Clément A.<sup>2</sup>, Jacob J.L.<sup>2</sup>

1 CIRAD-CP/ IDEFOR-DPL, BP 1536, Abidjan 01, Côte d'Ivoire

2 CIRAD-CP, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

Exploitation of rubber trees (*Hevea brasiliensis*) consists of cutting (tapping) the bark of the trunk where the laticiferous cells, arranged in paracirculatory systems, are located (d'Auzac *et al.*, 1989). Latex flow stops after a certain time following coagulation which plugs the wound (Southorn, 1969). The regeneration of cell material *in situ* compensates for loss during tapping. Latex production therefore depends on the quality (ease and duration) of the flow and also on the ability of the laticifers to regenerate their contents—and especially rubber, a major component of this biological system—between two tapings.

Tapping rubber trees for rubber, a raw material whose synthesis requires large amounts of energy (Templeton, 1969), competes directly with the growth of these trees (figure 1). The distribution of carbohydrate assimilates to the ligneous biomass on the one hand and to latex on the other is of great importance in the production physiology of *Hevea brasiliensis* (Sethuraj, 1981; Wycherley, 1976).

The potential of the tree for producing rubber may depend on this feature. When opened for tapping, some clones may favour latex regeneration, to the detriment of growth; others, on the contrary, will favour growth at the expense of intralaticifer synthesis. Knowledge of the relations between latex synthesis, growth and carbohydrate reserves is therefore essential for a better understanding of the latex production mechanisms in rubber trees.

However, a large number of parameters may be involved in production, such as ecoclimatic and seasonal conditions, the age of the plant material, etc., and these must be overcome as much as possible. For this, experiments are carried out on rubber trees planted in a uniform region (the Anguédédou estate in Côte d'Ivoire) and that thus benefit from the same climate and the same soil type (tertiary sand).

Different quantities of latex can be obtained and the strength of sink effects in the laticiferous tissues involved modified by varying either the tapping frequency or that of tapping panel treatment with an ethylene generator that stimulates latex production (d'Auzac and Ribailier, 1969; Abraham *et al.*, 1968).

The latter solution has been chosen. It consists in modulating the number of stimulation operations during the year (from 0 to 78) while maintaining a constant tapping intensity<sup>(1)</sup>; this results in identical bark consumption<sup>(2)</sup> at all times after opening in all the trees. The composition of the stimulation mixture also remains the same at all times.

The clones chosen for the work are widely used in rubber growing and studies (Jacob *et al.*, 1988) have shown that the intrinsic biological activity of their laticiferous systems differs clearly. For example:

- the contents of the laticifers of clone PB 235 are regenerated very rapidly after tapping and functioning is comparatively little affected by ethylene;
- AF 261 possesses laticifers with a slower metabolism that regenerate latex more slowly but that are activated much more effectively by ethylene stimulation. The typology of the functioning of the other clones lies between these two «extremes» (Jacob *et al.*, 1988).

The aim of the research is to use this very varied plant material to examine the following parameters: growth, production and the physiological state of the laticifers defined by their sugar and inorganic phosphorus levels (Jacob *et al.*, 1988).

Analysis of the data for these rubber tree clones, whose producer characteristics are significantly different, sheds light on the relations between:

- growth and the corresponding physiological state of latex-producing tissue;
- latex export, that is to say on the production of rubber tree clones.

## Material and methods

The study covered 7 years and 5 clones: GT 1, PB 235, AVROS 2037, PB 217 and AF 261. Groups of 33 random trees in each clone plot formed experimental treatments. Each clone had the following treatments: a control treatment that

was not tapped, a treatment that was tapped but not stimulated and treatments stimulated 2, 4, 8, 13, 26, 39 and 78 times a year except for PB 235, which was tapped 1, 2, 4, 6, 8, 13 and 26 times because of its susceptibility to tapping panel dryness. The tapping system was identical in all cases with 1/2S▲ d/4, 6d/7. The same quantity of Ethrel was applied to every tree at each stimulation: approximately 1 g of paste containing 2.5% active ingredient. The parameters studied were production (in g of dry rubber per tree per tapping), tree girth 1.70 m from the ground (annual girth increment was calculated directly from this), latex sugar contents (Suc) and inorganic phosphorus content (Pi). Production was monitored throughout the year and the other parameters were measured once a year, between September and November. The latex biological criteria - Suc and Pi - were analysed using the methods developed for latex diagnosis (Eschbach *et al.*, 1984).

## Results

### The relation between growth and latex production

The relations between the growth of the rubber trees and the amount of latex that they produced are shown in figure 2. Depending on the clones, it is possible to estimate the dynamics of distribution between the formation of primary ligneous biomass and that of the secondary biomass consisting mainly of the rubber produced. Several important remarks are necessary:

- tapping, hence the production of secondary biomass, results logically in all cases in a decrease in growth, reflecting a slowing of primary biomass synthesis;
- in all cases, the relation between decreased growth and increased production is expressed initially by a linear regression that clearly shows the direct competition between ligneous biosynthesis functions on the one hand and «laticiferous» biosynthesis on the other;
- this linear regression is limited. Over and above a certain number of stimulation operations, which varies considerably depending on the clone, not only does growth

(\*) The content of this article was covered in a paper presented at the IRRDB Symposium: Physiological and molecular aspects of the breeding of *Hevea brasiliensis*, held in Penang (Malaysia) from 6th to 7th November 1995.

(2) Constant tapping intensity chosen: downward half-spiral tapped three times every fortnight.

(3) Bark consumption: 1.5 mm/tapping.

continue to decrease but the production trend reverses and also decreases. In other words, latex synthesis no longer functions properly, but this is of no benefit to primary biomass formation. This malfunction is serious in all respects and, in the light of the strong stimulation during the trials, may be caused by physiological fatigue of the laticiferous tissues on which too much demand is made or by a phytotoxic effect resulting from over-frequent application of Ethrel in such cases.

The levels of several parameters showing the growth and production of the trees during the experiment are shown in the table.

Highest production in the non-stimulated trials was observed in the clones PB 235 and GT 1. The lowest was in AVROS 2037 and above all AF 261. In this case, growth of the two former clones (PB 235 and GT 1) was most affected by tapping and vice versa. This would seem logical although the case of PB 217 stands out very clearly; its growth reacts much less negatively to competition from the latex synthesis «sink».

The naturally highly productive clones (i.e. without stimulation) were also those whose response potential to ethylene treatments is the smallest. Thus, PB 235 or GT 1 gave maximum increased production of only 9 g/tree/tapping (20%) and 10 g/tree/tapping (25%). The clones that naturally produce less respond much better, and the yield of AVROS 2037 increased by 20 g/tree/tapping (71%) and that of AF 261 by 26 g/tree/tapping (130%).

The largest number of stimulation operations inducing increased production depends significantly on the clone in question. Naturally high producers are more susceptible to over-stimulation than naturally lower producers. The latex synthesis function of PB 235 and GT 1 was disturbed after 6 and 4 stimulations. AVROS 2037 withstood 13 stimulations and AF 261 withstood 39 stimulations.

However, PB 217 performance was different once again. Not only is it a fairly high producer and extremely resistant to over-stimulation (withstanding 39 ethylene treatments), but its maximum response in absolute terms is by far the greatest as it attains 35 g/tree/tapping (i.e. 95% extra production).

The decrease in growth observed between non-tapped trees and those that were stimulated and produced the most latex in relation to the maximum production of these trees gives an idea of the influence that the «laticiferous sink» may have on the production of primary biomass (table). This ratio reflects the coefficient of assimilate distribution between the formation of primary and secondary biomass and is schematically related to the harvest index defined by Sethuraj (1981). This ratio is the highest (0.88) in AVROS 2037, the fastest-

growing clone. It seems logical to consider that the production of primary biomass, which is favoured in comparison with the other clones, might be more strongly affected by the establishment of a laticiferous «sink». However, here again, PB 217 differs insofar as it displayed the smallest ratio (0.26). This phenomenon would seem to indicate much more balanced distribution of assimilates between growth and latex production. Indeed, unlike AVROS 2037, the comparatively limited growth of the clone must logically be less sensitive to competition from latex synthesis. In addition, it might be supposed that the available, usable carbohydrate reserves in these rubber trees form a larger and more accessible pool whose distribution between primary and secondary synthesis pathways is more balanced.

#### Laticifer functioning and the intensity of latex production

The sucrose (Suc) and inorganic phosphorus (Pi) contents are major biochemical parameters in the mechanisms of intralaticifer regeneration between two tappings and hence in rubber production (Jacob *et al.*, 1988). Sucrose is the essential molecule in the carbohydrate assimilates produced by photosynthesis; it enables the cell metabolism to function with regard to energy and is the basis of the formation of the cis-polyisoprene molecular skeleton. Laticiferous functioning depends on sucrose availability in the laticifers. Inorganic phosphorus is closely connected to the energy metabolism and rubber synthesis and reflects regeneration intensity in the latex-producing tissue. It was thus interesting to examine the changes in these parameters according to production.

#### Latex sugar content and production

The relation between latex sugar content and production was analysed in each clone studied and in the treatments subjected to different degrees of stimulation. In all cases, the increase in production logically induces a decrease in the sucrose content, due to increased isoprene synthesis (figure 3).

There is a strong similarity between the curves in figure 1 showing the relation between growth and latex production and the curves for the relation between sugar and production; even if the function is not as linear in the latter case, it falls and beyond a certain intensity of stimulation shows a simultaneous decrease in both parameters. The phenomenon clearly confirms the malfunction of the laticifers insofar as the decrease in production which might reduce sucrose consumption does not have this effect since the sugar content continues to decrease. The reasons already mentioned - physiological fatigue and possibly Ethrel

phytotoxicity above a certain level - remain valid for explaining this phenomenon that probably indicates fatigue or senescence of the latex-forming tissue (Tupy and Primot, 1976).

The sugar content of the latex from non-stimulated trees differs considerably according to the clone. It is lower in the naturally high producers PB 235 and GT 1 (8 and 15 mM respectively) and much higher in AVROS 2037, AF 261 and especially PB 217 (18, 25 and 30 mM respectively). This is another feature that confirms the link between sugar and latex production.

Further information concerning the link between the available sugar and latex production is shown in figure 4. Indeed, the relation in the five clones between the difference in production between non-stimulated and stimulated trees with maximum production on the one hand and the difference in the sugar contents of the latex from the same groups of trees on the other, results in a highly significant linear function (figure 4A).

In other words, there is a close relationship between the available sucrose in the laticifers and the production potential of the trees. The more sucrose in the latex of a rubber tree, the greater its production potential.

It is logical in such a situation that the naturally high producers (PB 235) should contain less sugar than the more modest producers that give less rubber and also use less sugar (Lacrotte, 1991).

It is also interesting to note that the similar relationship that more simply involves the sugar content of non-stimulated trees in relation to the over-production achieved by stimulation leads to the same linear function. Although it is not as perfect as the former it is still highly significant (figure 4B).

#### Latex Pi levels and rubber tree production

The relation between the average production of non-stimulated trees of each clone, expressed as g. tapping cut cm<sup>-1</sup>. tapping<sup>-1</sup> and the corresponding average Pi content of their latex is shown in figure 5. The resulting function increases and although it is complex shows an obvious link between the Pi content and the production of each clone. In addition, stimulation increases the Pi content as well as production. The following levels were observed in the stimulant treatments leading to maximum production: 13.6 mM in AF 261, 15.3 mM in AVROS 2037, 15.8 mM in PB 217, 16 mM in GT 1 and 17.1 mM in PB 235. The Pi increase was therefore 7.8 mM in AF 261, 8.6 mM in AVROS 2037, 7.6 mM in PB 217, 5.1 mM in GT 1 and 3.4 mM in PB 235.

These results confirm the relationship between the Pi content and the metabolic activity of the laticiferous system directly related



to the regeneration mechanism of the laticiferous material and the latex production of rubber trees (Jacob *et al.*, 1988).

They also confirm that each clone is characterised by its own laticiferous activity, supporting the notion of clonal typology linked with this criterion (Jacob *et al.*, 1985).

The clones with rapid metabolisms are naturally high producers (GT 1, PB 235) and have high Pi levels. The clones with slow metabolisms naturally produce less latex and, in correlation, have lower Pi levels.

This latex-producing activity may nevertheless be modified by treatment with Ethrel., which activates the cell regeneration mechanisms and especially the energy metabolism (Amalou *et al.*, 1992). Nevertheless, under comparable stimulation conditions, the effectiveness of stimulation depends on the clone, as has already been mentioned. In this respect and within the framework of this experiment, PB 217 with its rich carbohydrate reserves is particularly suited to respond to stimulation while PB 235, whose latex contains much less sucrose, has a much lower potential in this respect.

## Conclusions

Tree growth and latex production compete strongly. Such competition differs according to the clone and the characteristics of its laticiferous system. Thus, photosynthesis assimilate distribution is much more balanced in PB 217 than in the other clones, especially in comparison with AVROS 2037 which displayed the strongest growth.

Sucrose is the major molecule in latex regeneration, hence in production. Its level in latex is correlated with the production capacity of the tree. High production results in a significant decrease in the sugar content. The production potential of a rubber tree is therefore linked to *in situ* sugar availability. Strong demand can be placed on trees with sugar-rich latex, but on the other hand, rubber trees whose latex contains little sugar respond poorly to yield stimulation. Sucrose levels depend not only on exploitation intensity but also on the typology of the laticiferous tissue of each clone.

Indeed, the clones studied display metabolic activities that characterise their different laticifer functioning. PB 235 and GT 1 are high producers without stimulation. The high Pi content of their latex confirms their high laticiferous activity. In contrast, the low Pi content of latex from non-stimulated AF 261 reflects the modest laticiferous activity of this clone.

Stimulation with Ethrel can sometimes strongly activate the laticiferous function of rubber trees. It is all the more effective when the basic metabolism of the laticifers treated is slow, when there is a large available quantity of *in situ* sucrose and when the biochemical organisation controlling latex regeneration can respond to acceleration by hormone treatment. The case of PB 217 is exemplary in this respect when compared with the other clones.

Nevertheless, ethylene stimulation has its limits, as clearly shown in this work. Production ceases to increase beyond a certain number of treatments and indeed tends to dwindle.

This limit depends to a considerable extent on the clone and its laticiferous functioning typology (the maximum is no more than 4 to 6 stimulations in GT 1 and PB 235, 13 in AVROS 2037 to as high as 39 in PB 217 and AF 261). Naturally high producers logically react less to stimulation as their laticiferous systems are already very active, but they are also more susceptible to over-stimulation (this is the case of PB 235 and GT 1).

Exceeding this limit probably triggers complex malfunctions involving senescence mechanisms. Moreover, it is not impossible that the cell damage may be followed in the short or medium term by very harmful consequences for the laticiferous function of the over-stimulated rubber trees.

Stimulation will increasingly become an essential technique for increasing rubber production. It is therefore essential to adapt and optimise the method and to know the laticiferous functioning typology of the clones and the physiological condition of the laticiferous tissue of the trees exploited. For this, parameters such as the sugar and Pi contents of latex are extremely effective criteria and above all easy to measure; combined with the R-SH<sup>(3)</sup> content (a criterion not mentioned in this work) which reflects the capacity of the laticiferous system to fight the senescence mechanisms mentioned above (Chrestin, 1985), they can be used to draw up a very useful diagnosis both for the exploitation of rubber trees and for the breeding policy for this plant material. ■

(3) Thiol content